


GAYLORD BROS.
MAKERS
SYRACUSE, - N.Y.
PAT. JAN. 21, 1908

# L'ORIGINE DES ANIMAUX D'EAU DOUCE

PAR

**Paul PELSENEER**

(GAND)

---

*Lecture faite dans la séance publique de la Classe des sciences de l'Académie royale de Belgique, le 16 décembre 1905.*

---

**BRUXELLES**

HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE
rue de Louvain, 112

—

**1906**

Extrait des *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*
(Classe des sciences), n° 12 (décembre), 1905.

# L'ORIGINE DES ANIMAUX D'EAU DOUCE [1]

Depuis plusieurs années, l'un des derniers venus parmi les membres de cette Académie consacrait les loisirs que lui laissent ses devoirs professionnels à tenter l'acclimatation des larves d'animaux *marins* dans des eaux de moins en moins salées.

Un jour, quelqu'un qui le visitait au bord de la mer, dans le petit laboratoire où il exécutait ses expériences,

(1) *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique* (Classe des sciences), nº 12, pp. 699-741, 1905.

lui demanda à quoi pouvaient servir de pareilles tentatives. Telle est, en effet, la question que se pose habituellement le public à propos des diverses recherches d'ordre un peu spécial. Car, le plus souvent, considérées en elles-mêmes, elles ne révèlent pas immédiatement l'idée qui les a fait entreprendre, ni les conclusions éventuelles qu'il sera permis d'en tirer.

Aussi, toutes les études de ce genre, publiées dans les recueils académiques ou autres, vont-elles se ranger sans fracas sur les rayons des bibliothèques sérieuses; et là viennent seuls les consulter quelques collègues s'intéressant à des objets analogues.

D'ailleurs, — et bien qu'ils soient indispensables à l'édification progressive de la science, — ce n'est pas dans des faits isolés que réside le véritable intérêt scientifique : leur poursuite et leur constatation ne sont que les moyens d'arriver à la découverte des lois plus ou moins étendues.

Et il n'y a pas de doute que l'accumulation d'observations de détail constituerait, à la longue, un chaos inextricable si, de temps en temps, il ne s'en trouvait un certain nombre qui puissent être reliées entre elles par une idée générale quelque peu synthétique.

Il se fait ainsi qu'à côté des investigations particulières et des ouvrages d'érudition pure — accessibles seulement aux spécialistes — il y a encore des travaux d'allure un peu moins ardue. Ils sont naturellement plus rares : car souvent il faut des années de patiente analyse pour autoriser une heure de synthèse; mais le public général peut les écouter, sinon « avec un plaisir extrême » (comme le conte de Peau d'Ane), au moins sans trop d'ennui ou de fatigue.

Ce sont des communications de cette nature que l'Académie réserve d'ordinaire pour les jours où elle ouvre ses portes et convie le monde profane à lui tenir compagnie.

Cependant, pour ce qui me concerne, redoutant d'aborder les sujets de l'ordre le plus élevé, je ne me risquerai pas à m'écarter beaucoup de mon domaine habituel. Et je suis amené ainsi à vous entretenir tout simplement de l'*origine des animaux d'eau douce*.

Car c'est à cette idée plus ou moins générale que se rattachent les petites expériences auxquelles il a été fait allusion tantôt. En effet, en les combinant à l'examen de la population fluviale de certaines contrées et à la connaissance de la densité des diverses mers du Globe, nous arriverons à pouvoir proposer une solution de cette question, qui compte à la fois parmi les plus malaisées et parmi les plus attrayantes de la géographie zoologique.

***

C'est un fait d'observation courante que les êtres vivants tendent à envahir et à peupler tout l'espace et tous les différents milieux qui se trouvent à leur portée.

Mais les modifications d'habitat et de genre de vie qui en sont la conséquence peuvent être plus ou moins sensibles et retentir plus ou moins profondément sur leur constitution.

Les organes, qui ont tous une certaine plasticité dans leur fonctionnement, peuvent s'adapter à ces changements en se modifiant eux-mêmes physiologiquement et anatomiquement. Parmi eux, il en est qui sont mis à la retraite et qui disparaissent plus ou moins vite, presque

tout à fait, parce qu'ils sont utilisés pour d'autres rôles, et qui subissent ainsi, dans lahiérarchie physiologique, une promotion ou une rétrogradation.

De sorte que, fort souvent, par suite de ces adaptations et de ces transformations, les habitants des différents milieux sont aussi assez dissemblables entre eux.

Toutefois, si l'on considère — abstraction faite de toute préoccupation gastronomique — des animaux tels, par exemple, que la Truite de mer ou le Homard, d'une part, et la Truite de rivière ou l'Écrevisse, d'autre part, on ne peut s'empêcher de leur trouver un air de très étroite ressemblance, malgré que leurs domaines soient pourtant aussi différents que l'eau de mer et l'eau douce.

Et si l'on se reporte alors aux phénomènes évolutifs constatés dans la nature organique tout entière, c'est-à-dire à la loi que toutes les espèces vivantes proviennent d'autres espèces qui ont vécu à une époque antérieure, on se posera naturellement la question de savoir si, parmi ces organismes voisins et proches parents, ce sont les habitants de la mer ou ceux des fleuves qui représentent le plus fidèlement, par le milieu où ils vivent, la souche généalogique des autres.

Car on a affaire, ici, à un cas naturel tout à fait comparable au cas social d'hommes blancs, parents entre eux, dont les uns sont fixés dans la vieille Europe, tandis que les autres se trouvent établis en Australie ou dans l'Amérique du Sud.

* * *

Or, on peut démontrer, par des preuves nombreuses, tirées tant de l'organisation même que de l'étude des

embryons et de celle des fossiles, que les animaux fluviatiles sont des descendants d'une lignée d'ancêtres marins.

Et dans la suite des temps, c'est d'une façon pour ainsi dire ininterrompue que la mer a cédé des immigrants à l'eau douce. Les Océans ont existé, en effet, avant les fleuves; en outre, les mers d'aujourd'hui sont la continuation de celles d'autrefois. Mais la distribution des rivières a été bien souvent complètement renouvelée, sans qu'il y ait eu toujours des liens de parenté entre les cours d'eau d'une époque déterminée et ceux d'âge plus récent.

Conséquemment, la population de ces derniers n'a pas été seulement le siège de modifications intrinsèques, par suite desquelles les habitants actuels de l'eau douce seraient l'exclusive postérité des faunes fluviales anciennes; elle s'est reconstituée continuellement par des apports d'origine marine. Et ici, encore une fois, tout se passe comme dans l'ensemble des habitants blancs de l'Australie ou de l'Amérique, constamment enrichi et modifié par l'adjonction de nouveaux immigrés d'origine européenne.

*
* *

Dans ces conditions, deux questions se présentent surtout, auxquelles il convient de chercher une réponse :

I. — D'abord, comment se fait, principalement, cette colonisation des fleuves par les habitants de la mer?

II. — En second lieu, y a-t-il encore, dans la nature

actuelle, certaines parties de la Terre où s'est effectuée plus que partout ailleurs une pénétration récente de formes marines? Et parmi les conditions d'existence particulières à ces régions, quel est le facteur qui est la cause essentielle de cette immigration plus facile et plus abondante?

## I.

### PASSAGE DE LA VIE MARINE A LA VIE FLUVIALE.

1. — Relativement au premier point, on notera d'abord que, parmi les faunes d'eau douce, on distingue, depuis Schmarda — pour ce qui concerne l'origine :

1° Les faunes de survivance ou résiduelles (*relictae*);
2° Les faunes de pénétration ou immigrantes (*intrusae*).

1° Mais les exemples d'importantes faunes de survivance sont (en dehors de la Caspienne) fort peu nombreux et, généralement même, très discutés; ainsi en est-il notamment pour les lacs Baïkal et Tanganyka.

A) *Lac Baïkal* (1). — Il possède une portion de faune à « aspect » marin incontestable; les principaux éléments en sont : l'Éponge monaxonide *Lubomirskia*, les Annélides polychètes *Dybowsciella Godlewskii* et *D. baika-*

(1) Voir : Hörnes, *Biol. Centralbl.*, XVII, et *Jahrb. K. K. geol. Reichsanst.*, 1897, p. 84. — Korotneff, *Biol. Centralbl.*, XXI, 1901 ; *Zoogeographical Researches on Baïkal* (Geogr. Journ., 1903, et Arch. de Zool. expér., 1904).

*lensis* (genre peut-être identique à *Manyunkia* de l'Amérique du Nord), une Planaire triclade (Korotneff), un Nudibranche, *Ancylodoris* (Dybowsky).

Cette petite faune a été considérée par Hörnes comme une faune de survivance de la mer Sarmatique. Mais, pour d'autres géologues, et notamment pour Credner, qui a fait une étude spéciale de cette question, ce lac n'a pas une origine marine (1), pas plus d'ailleurs que la plupart des lacs considérés autrefois comme « Reliktenseen » (2). Et, d'autre part, au point de vue zoologique, Korotneff arrive au même résultat et conclut que les quelques formes marines qu'on y rencontre ne sont pas des « relictae », mais des immigrants venus par voie fluviale.

En effet, le Baïkal présente des formes communes avec le fleuve Amour (*Benedictia*) et avec la mer de Behring (*Lubomirskia*).

B) *Tanganyka* (3). — Les types dits marinoïdes ou halolimniques (Moore) sont au moins très litigieux. Déjà en 1886, ayant étudié personnellement la faune malacologique de ce lac, j'ai pu combattre la doctrine du Tan-

---

(1) Credner, *Die Reliktenseen,* Ergänzungsheft 89 zu *Petermann's Mittheilungen*, 1888, p. 26.

(2) Id., *Ibid.,* Ergänzungsheft 86, 1887, pp. 108, 109.

(3) Voir Moore, *Nature,* LVI (Proc. Zool. Soc. London, 1897), et *The Tanganyika Problem*. London, 1903. — Stromer, *Petermann's Mitt.,* 1901. — Huddleston, *Origin of the Marine halolimnic Fauna of the Lake Tanganyika* (Geol. Magaz., 1904, pp. 337-382). — Smith, *Proc. Mal. Soc. London,* 1904.

ganyka-Reliktensee (1). Depuis, pour ce qui concerne ces Mollusques halolimniques, j'ai pu m'assurer que, par leurs particularités d'organisation, telles que Moore les décrit, ils sont plus voisins de formes caractéristiques de l'eau douce (*Paludina*) que de formes marines, et que même *Paludina* et *Ampullaria* ont des caractères anatomiques plus archaïques que ceux des types halolimniques du Tanganyka.

Stromer a également attribué à un phénomène de convergence l'aspect particulier de certains de ces Mollusques. Huddleston dénie de même les analogies paléontologiques (jurassiques) des coquilles du Tanganyka, ainsi que Smith.

Quant aux Poissons du lac, « ils ne fournissent aucun » appui à la théorie de l'origine marine de la faune » (Boulenger) (2).

Enfin, la Méduse supposée spéciale au Tanganyka (*Limnocnida Tanganyicæ*) se retrouve dans le Victoria Nyanza (3) et peut-être dans d'autres lacs de la région (4).

Comme pour le Baïkal, la géologie combat aussi la théorie du Tanganyka-Reliktensee, et l'on peut conclure, avec Huddleston, que l'hypothèse de Moore ne peut s'appuyer ni sur l'évidence zoologique, ni sur l'évidence

---

(1) PELSENEER, *Notice sur les Mollusques recueillis par M. le capitaine Storms dans la région du Tanganyka.* (BULL. DU MUS. D'HIST. NAT. DE BELGIQUE, IV, 1886, pp. 112-115.)

(2) BOULENGER, *Les poissons du bassin du Congo.* Bruxelles, 1901, p. XVIII.

(3) RAY LANKESTER, *Proc. Zool. Soc. London,* 1903.

(4) Lac Kivu (KANDT).

paléontologique, ni sur l'évidence géologique. On peut admettre, par contre, le peuplement partiel du Tanganyka par des formes d'origine marine venues en immigrantes, de l'Ouest, ce qui concorde avec l'existence d'Éponges dans le Haut-Congo (*Potamolepis*, Marshall), d'une forme très voisine de *Littorina* à Vivi (*Pseudogibbula*, Dautzenberg), etc.

2° A côté de faunes résiduelles — où les organismes n'auraient joué qu'un rôle purement passif dans l'adaptation à l'eau douce — dont l'importance est donc si minime, il y a les faunes de pénétration.

Celles-ci forment, au contraire, la partie essentielle de la population animale des eaux fluvio-lacustres. On y a distingué les immigrants actifs (c'est le plus grand nombre) et les immigrants passifs (ou fixés).

Il est donc naturel qu'en parlant de l'origine des animaux d'eau douce, ce soient surtout les faunes de pénétration et spécialement les immigrants actifs que l'on considère.

* * *

2. — On sait que beaucoup de groupes zoologiques n'existent pas dans les lacs et les fleuves. Une statistique détaillée, en classes, ordres, familles, etc., ne servirait pas à grand'chose à ce propos, car tous les zoologistes ne partagent pas le règne animal exactement de la même manière en un pareil nombre de sections.

Néanmoins, on peut noter que :

1° A côté de grandes subdivisions *primaires*, tout à fait absentes de l'eau douce (comme les Échinodernes et les Tuniciers), il y en a d'autres, essentiellement marines

aussi, qui y sont très peu représentées, au point qu'on en compte les formes fluviales et lacustres (1), alors que les espèces océaniques en sont, au contraire, extraordinairement nombreuses.

*a.* Parmi les **Spongiaires,** il n'y a que quelques genres, de la sous-famille des Spongillidae, distribués dans les diverses parties du monde, comme *Spongilla*, *Lubomirskia* (Baïkal), *Potamolepis* (Congo, Tanganyka), *Uruguaya*, etc.

*b.* Parmi les **Cœlentérés,** quelques unités du groupe Hydrozoa : *Hydra*, *Cordylophora*, et les rares Méduses des eaux intérieures : *Limnocodium Sowerbyi* (2), *Limnocnida Tanganyicae* (3), les formes encore non définies du Nord de la Perse (lac d'Ourmiak, non loin de la Caspienne, mais à 1,330 mètres d'altitude) et du Haut-Niger (au fort de Bammako, soit à près de 3,000 kilomètres de l'embouchure), enfin celles des lagons d'eau presque douce, au bord de la mer, dans les régions polaires (Schaudin) (4) ou tropicales (von Kennel) (5).

*c.* Parmi les **Annélides,** en dehors du petit groupe

---

(1) Les plus récents relevés de ces formes ont été faits par SOLLAS (*On the Origin of the freshwater Faunas, a Study in Evolution* [TRANS. ROY. SOC. DUBLIN (2), III, 1884]) et par CREDNER (*Die Reliktenseen* [LOC. CIT.]).

(2) Mais connue seulement dans des bassins de serres chaudes à Londres (où le stade hydroïde a été également observé : FOWLER, *Quart. Journ. Micr. Sc.,* XXXI, 1890) et à Lyon (VANEY et COMTE, *Zool. Anzeiger,* 1901).

(3) GUNTHER, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 1893, XI.

(4) RÖMER und SCHAUDIN, *Fauna arctica,* I, 1900.

(5) VON KENNEL, *Biologische und faunistische Notizen aus Trinitad.* (ARB. ZOOL.-ZOOT. INST. WÜRZBURG, VI, 1883.)

des Oligochètes limicoles, seulement quelques formes isolées de Polychètes, surtout Serpuliens (*Manayunkia*, Leidy; *Caobangia*, Giard; *Dybowscella*, Nussbaum), plus rares Néréidiens : *Nereilepas* (Kennel), *Lycastis* (Gravier).

*d*. Parmi les **Bryozoaires**, à part le groupe si peu nombreux des Ectoproctes Phylactolèmes, seulement quelques rares unités : l'entoprocte *Urnatella*, et dans les Ectoproctes Gymnolèmes : *Paludicella*, *Victorella* (docks de Londres), *Echinella* (Baïkal), et le genre insuffisamment caractérisé *Arachnoidia*, Moore (Tanganyka).

*e*. Enfin, on a signalé de rares **Némertiens** d'eau douce : *Tetrastemma, Stichostemma* [Duplessis (1), Montgomery (2), Vaney (3)].

2° Il n'y a guère que quelques divisions un peu importantes qui y abondent en formes multiples mais généralement peu variées, et appartenant alors à certaines sections assez limitées : c'est le cas pour les Mollusques Gastropodes et Lamellibranches, pour les Crustacés et pour les Poissons.

**3.** — Comment les différents groupes zoologiques n'ont-ils pas tous également immigré dans les fleuves?

Pour répondre à cette question, il faut rappeler certaines expériences réalisées sur les animaux aquatiques, en faisant varier le degré de salure du milieu habité. Parmi les plus connues dans cet ordre d'idées se trouvent celles du physiologiste français Paul Bert et

---

(1) Duplessis, *Recueil zoolog. suisse*, I, 1893.

(2) Montgomery, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LIX, 1895.

(3) Vaney, *Comptes rendus Acad. Paris,* CXXXIV, 1902.

celles d'un de nos compatriotes, notre savant confrère Félix Plateau.

*A.* — A diverses reprises, des auteurs ont ainsi étudié expérimentalement l'action physiologique de l'*augmentation de salinité* du milieu liquide, et notamment le résultat du transport d'animaux d'eau douce dans l'eau de mer. Mais cette sorte d'épreuves ne donne pas de conclusions qui soient susceptibles d'applications, vu qu'elles n'apportent pas d'éclaircissement sur un phénomène naturel normal : dans la nature, en effet, il n'y a guère d'exemple d'organismes fluviatiles, *à respiration aquatique,* qui se soient réadaptés à la vie marine (1).

*B.* — Par contre, l'effet de la diminution de salure, par transport d'animaux marins dans l'eau douce, n'a pas été aussi fréquemment examiné (2). Et cependant, il

---

(1) *Neritina fluviatilis* se rencontre en certains points de la Baltique (FISCHER, *Manuel de conchyliologie,* p. 143). Mais ce phénomène ne peut être considéré comme un retour à la mer; car dans la région où se rencontre ce petit Gastropode fluvial, l'eau superficielle de la Baltique ne renferme que 5 millièmes de sels par kilogramme; dans la partie la plus septentrionale, cette teneur tombe même au-dessous de 3 millièmes (2.6 à Nederkalix). — On a cependant constaté que le petit Crustacé d'eau douce, *Artemia salina,* vit dans le Grand Lac salé (LEIDY, *On Artemia salina from salt Lake Utah* [PROC. ACAD. NAT. SC. PHILADELPHIA, 1872, p. 165]), dont les eaux renferment 186 millièmes de sels. (ROTH, *fide* SUPAN, *Grundzüge der physische Erdkunde,* 1903, p. 663.)

(2) BEUDANT, *Mémoire sur la possibilité de faire vivre des Mollusques fluviatiles dans les eaux salées et des Mollusques marins dans les eaux douces* (JOURNAL DE PHYSIQUE, LXXXIII, 1816). — BERT, *Note sur la mort des Poissons de mer dans l'eau douce* (MÉM. DE LA SOC. DES

y a un intérêt plus grand à connaître cette dernière influence; car les conclusions d'essais de ce genre peuvent apporter de la lumière sur la question qui nous occupe, sur *l'origine des faunes d'eau douce.*

**4.** — Or l'expérience a montré que les organismes marins sont inégalement affectés *par les modifications de salinité;* et l'on a pu notamment reconnaître l'importance pratique de ce fait pour des animaux comestibles. On a ainsi distingué ceux qui y sont le plus sensibles sous le nom de sténohalins (à cause de l'étroite variation qu'ils peuvent seulement supporter), et sous celui de euryhalins, ceux qui ne le sont guère (1).

Il est naturellement très probable que les immigrés dans l'eau douce étaient parmi les seconds.

---

SCIENCES PHYS. ET NAT. BORDEAUX, IV, p. 47, 1866; ANN. DES SCIENCES NAT. ZOOL. (5), VII, 1867); *Sur la cause de la mort des animaux d'eau douce qu'on plonge dans l'eau de mer et réciproquement* (COMPTES RENDUS ACAD. PARIS, XCVII, 1883). — PLATEAU, *Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques* (MÉM. COUR. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE, XXXVI, 1871); *Influence de l'eau de mer sur les animaux d'eau douce et de l'eau douce sur les animaux marins* (COMPTES RENDUS ACAD. PARIS, XCVII, 1883). — DE VARIGNY, *Beitrag zur Studium des Einflusses des süssen Wassers auf die Seethiere* (CENTRALBL. F. PHYSIOL., I, 1888). — GOGORZA, *Influencia del aqua dulce en los animales marinos* (ANAL. SOC. ESPAN. HISTOR. NATUR., XX, 1891, p. 221). — FERRONNIÈRE, *Études biologiques sur les zones supralittorales de la Loire-Inférieure* (BULL. DE LA SOC. DES SCIENCES NAT. DE L'OUEST. FRANCE (2), I, 1901). — ENRIQUES, *Sull Adattamento degli Infusori marini alla vita nell aqua dolce.* (RENDIC. ACCAD. LINCEI (5), XII.)

(1) MÖBIUS, *On the Invertebrate Animals of the Baltic.* (ANN. MAG. NAT. HIST. [4], XII, 1883.)

Mais il n'est pas du tout vraisemblable que, le plus souvent, des adultes se soient adaptés, par individus isolés, d'une façon progressive ou soudaine, même dans les eaux simplement saumâtres, dont la faune est en quelque sorte intermédiaire entre celle de la mer et celle des fleuves.

Et c'est dans les états très jeunes, notamment dans les larves plus ou moins errantes, — naissant souvent par essaims innombrables et dont les facultés de dissémination sont généralement si grandes, — que, *grâce à cette double supériorité du nombre et de la mobilité*, se trouve l'un des plus importants moyens d'entrée de la vie marine dans les cours d'eau.

La pénétration de ces formes jeunes est d'ailleurs aidée par la propagation de la marée dans le parcours inférieur des fleuves. On sait, en effet, que celle-ci se fait sentir à une distance souvent très considérable de l'embouchure, distance qui peut atteindre des centaines de kilomètres (1).

Ainsi apparaît donc l'intérêt tout particulier qu'il y a à étudier, non plus chez les adultes seulement, mais chez les larves et les embryons, le degré de résistance à la

(1) Jusqu'à 180 kilomètres dans l'Escaut, 250 kilomètres dans le Gange, 350 kilomètres dans le Mé-Kong, 800 kilomètres dans le Yang-tse-Kiang (à Hankow) et près de 1,000 kilomètres dans le fleuve des Amazones (à Obidos). — DUPLESSIS a déjà signalé le rôle éventuel du courant de marée dans l'introduction des Némertiens marins (*Note sur l'importation des Némertiens dans les eaux douces*, ZOOLOGISCHER ANZEIGER, 1895, p. 495).

diminution de salure du milieu liquide : c'est pour ce motif, et non pas au hasard des circonstances, que j'ai intentionnellement examiné les conséquences de cette diminution sur les embryons et les larves d'animaux marins assez variés (1).

**5.** — L'eau de mer employée pour ces observations est puisée vers le rivage, à Wimereux (Pas-de-Calais), à marée basse, après avoir déposé pendant plusieurs heures dans des mares profondes, au milieu des rochers. Elle possède une densité moyenne de 1.026 (à + 17°5 C.), comparée à celle de l'eau distillée à la même température; cette densité correspond à un peu plus de 3gr4 de sels par 100 grammes d'eau de mer (2).

Cette eau, filtrée, est alors mélangée à l'eau distillée, aérée, dans diverses proportions, parmi lesquelles il a été fait usage des suivantes, où la proportion d'eau douce

---

(1) Pour ce qui concerne ces organismes en cours de développement, le problème physiologique de leur adaptation à un milieu de densité plus faible étant en somme un problème cellulaire, il pouvait paraître avantageux d'expérimenter sur des êtres unicellulaires. Il en est un que je pouvais obtenir à coup sûr et en grande abondance : *Protophrya ovicola,* Kofoid, parasite de l'oviducte de *Littorina rudis*. (Kofoid, *On the structure of Protophrya ovicola, a ciliate Infusorian from the Broadsac of Littorina rudis, Don.* Mark Anniversary Volum, New-York, 1903.) Mais l'expérience a fait voir que cette forme est très sensible à la dessalure et qu'elle est toujours tuée par l'adjonction à l'eau de mer d'un égal volume d'eau douce. On a reconnu d'ailleurs que, chez les Infusoires, la sensibilité est très différente, même entre espèces voisines. (Enriques, *loc. cit.*)

(2) Knudsen, *Hydrographische Tabellen,* 1901, p. 19.

pour le volume total est représentée par les fractions : $^1/_3$, $^2/_5$, $^1/_2$, $^5/_9$, $^3/_5$, $^2/_3$, $^3/_4$, $^4/_5$.

Les résultats rapportés ci-après n'indiquent naturellement que des minimums de résistance; car les œufs, embryons et larves en expérience étaient placés dans des conditions moins favorables que dans la nature (1).

Un certain nombre de larves ont été obtenues par fécondation artificielle : *Pholas*, *Mactra*, *Hermella*, etc. Pour les autres formes, l'expérience avait lieu sur des œufs ou sur la ponte, dont les coques sont, comme on sait, perméables aux solutions salines. Au sujet de quelques espèces, le matériel a été insuffisant pour reconnaître à quel point l'adjonction d'eau douce devient mortelle; mais il a permis de montrer l'adaptation à un certain degré de dessalure.

---

(1) Il m'a fallu, en effet, faire usage d'assez petits volumes liquides (20 à 30 centimètres cubes), — rarement ou nullement renouvelés, — à cause de la petitesse de la plupart des larves écloses, difficiles à retrouver dans de grands récipients. Il en résultait que la température de cette eau était plus facilement variable (sans atteindre toutefois à un degré dangereux). Et, d'autre part, des germes de Bactéries et même d'Infusoires, apportés avec des pontes et des coques d'œuf, ont pu contrarier le développement de certains organismes étudiés. Mais des témoins, placés *dans de l'eau de mer normale*, étaient soumis aux mêmes conditions (volume liquide, température, éclairage, germes nuisibles, etc.); ils ont donc permis de juger, *relativement* à l'eau de mer, l'action des eaux de salure moindre sur les embryons et larves qui y sont placés. Et quand il est indiqué que ces derniers résistent dans une eau dessalée, cela voudra donc dire qu'ils se comportent sensiblement comme dans l'eau de mer normale.

Le tableau suivant résume les résultats obtenus (1) :

| MÉLANGE . . . . . . . | 1/3 | 1/2 | 5/9 | 3/5 | 2/3 | 3/4 | 4/5 | 5/5 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| SALINITÉ °/o. . . . . . | 2.286 | 1.715 | 1.52 | 1.37 | 1.14 | 0.85 | 0.68 | |
| Liparis vulgaris. . . . | — | — | — | — | — | | | |
| Palaemonetes varians . | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Pilumnus hirtellus . . | — | — | — | — | — | | | |
| Cancer maenas (2). . . | — | - | | | | | | |
| Porcellana platycheles. | — | — | | | | | | |
| Pinnotheres pisum . . | — | — | | | | | | |
| Mysis flexuosa . . . . | — | — | | | | | | |
| Anisarthrus sp. (3). . . | — | — | | | | | | |
| Phyllodoce maculata . | — | — | — | — | — | | | |
| Hermella alveolata . . | — | — | | T | | | | |
| Polia candida. . . . . | — | — | | | | | | |
| Cercaria . . . . . . . | — | — | — | — | — | | | |
| Sepia officinalis. . . . | — | — | | | | | | |
| Loligo media . . . . . | — | - | T | | | | | |
| Purpura lapillus . . . | — | — | — | — | — | T | | |
| Buccinum undatum . . | — | — | — | T | | | | |

(1) Dans ce tableau, un trait complet indique que le développement continue; un demi-trait, qu'il est parfois interrompu; la lettre T, qu'il est complètement arrêté.

(2) GOSSE a signalé que les larves *Megalopa* meurent dans l'eau douce. (*Tenby, a sea side Holiday*, 1856, p. 281.)

(3) Nouveau genre de Bopyrien, parasite de *Athanas*, et ainsi nommé par GIARD. Les œufs ont complètement évolué et donné des jeunes du stade épicaridien.

| MÉLANGE . . . . . . . | $^1/_3$ | $^1/_2$ | $^5/_9$ | $^3/_5$ | $^2/_3$ | $^3/_4$ | $^4/_5$ | $^5/_6$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| SALINITÉ % . . . . . | 2.286 | 1.715 | 1.52 | 1.37 | 1.14 | 0.85 | 0.68 | |
| Nassa reticulata. . . . | — | — | | T | | | | |
| Lamellaria perspicua . | T | | | | | | | |
| Littorina obtusata. . . | — | — | — | — | | | | |
| Littorina rudis . . . . | — | — | — | T | | | | |
| Lacuna pallidula . . . | — | — | | T | | | | |
| Eolis papillosa . . . . | — | — | — | T (1) | | | | |
| Eolis despecta . . . . | — | — | | T | | | | |
| Eolis concinna . . . . | — | - | T | | | | | |
| Polycera oculata . . . | — | — | T | | | | | |
| Doris bilamellata . . . | — | — | T | | | | | |
| Goniodoris nodosa . . | — | T | | | | | | |
| Ancula cristata . . . . | — | — | T | | | | | |
| Tritonia plebeia. . . . | — | T | | | | | | |
| Hermaea bifida . . . . | — | — | — | - | - | T | | |
| Elysia viridis . . . . . | — | — | — | | - | T | | |
| Cenia Cocksi (2). . . . | — | — | — | | | | | |
| Philine aperta . . . . | T | | | | | | | |
| Mactra subtruncata . . | — | T | | | | | | |
| Pholas candida . . . . | — | — | — | — | — | — | T | |

(1) Quand les pontes passent *progressivement* par des milieux de moins en moins salés, elles continuent à évoluer dans le mélange $^3/_5$.

(2) Les adultes eux-mêmes s'adaptent au mélange $^3/_5$ quand la dessalure est progressive.

**6.** — De ces expériences, plusieurs conclusions se dégagent :

1° *A.* — Certains embryons marins peuvent se développer, et les larves correspondantes s'adapter, dans une eau d'autant moins salée qu'ils appartiennent eux-mêmes à des espèces habitant plus près du niveau de la marée haute. En effet, les larves d'animaux vivant dans la limite du balancement des marées supportent généralement une dessalure à moitié, c'est-à-dire l'adjonction à l'eau de mer d'un égal volume d'eau douce, et quelquefois même d'un volume double ou triple (1). Ce sont les formes euryhalines (2).

L'uniformité relative des populations aquatiques fluviale et même saumâtre (opposée à la variété prodigieuse de la vie marine) s'explique alors par le fait que ce sont, par toute la Terre, les mêmes groupes zoologiques qui sont euryhalins et qui peuvent, seuls, contribuer à former ces deux faunes, saumâtre et fluviatile.

*B.* — D'autres, au contraire, ne résistent pas, même dans l'eau de mer très peu dessalée (ne renfermant qu'un tiers d'eau douce), et voient leur développement arrêté plus ou moins vite, mais définitivement et pour toujours (3). C'est, d'une façon générale, ce qui arrive pour les embryons et larves d'organismes vivant à la limite de

---

(1) *Pholas, Purpura.*

(2) Elles sont en même temps euryhalines et eurythermes à l'état larvaire (Pelseneer, *Sur le degré d'eurythermie de certaines larves marines,* Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 1901, p. 288), ce qui correspond au caractère commun de leurs adultes.

(3) *Philine, Lamellaria.*

la mer basse et au-dessous. Ces formes sont donc sténohalines.

Peut-être parmi elles en est-il, comme les Oursins et autres Échinodermes, qui ont besoin de divers sels de la mer, au point de vue constructif, pour la formation de leurs tissus : dans ce cas, c'est par phénomène *chimique* que la diminution de ces substances constitue déjà un agent défavorable (1).

Mais, de même que Paul Bert l'a reconnu pour les adultes (2), c'est essentiellement la différence *physique* de densité des milieux qui cause la mort des embryons et des larves d'animaux marins à respiration branchiale, transportés dans une eau moins salée. Ainsi, des embryons placés dans de l'eau distillée rendue aussi dense que l'eau de mer par l'addition de sucre pur (3) ne voient pas leur développement interrompu; tandis que celui-ci est arrêté dans une eau renfermant encore 1.37 °/₀ de sels (4).

*C.* — La membrane branchiale qui sépare le sang, ou

---

(1) HERBST, *Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen anorganische Stoffen, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit.* (ARCH. F. ENTWICKL. MECHAN., V, 1897.)

(2) PAUL BERT, *Ann. des sciences nat. zool.,* 1867, VII, p. 369. Il en est pour les végétaux comme pour les animaux : les plantes sténohalines ne peuvent pas changer leur turgescence de plus de 10 °/₀ en peu de temps; au contraire, les formes euryhalines peuvent, sans dommage, supporter des variations de turgescence allant jusqu'à 50 °/₀. (OLTMANN, *Jahrb. wiss. Bot.,* 1891, p. 404.)

(3) Embryons de *Lacuna.*

(4) Et dont la densité est par conséquent égale à 1.01051, soit presque celle de la mer Noire (densité superficielle : 1.014, moindre encore près des côtes).

milieu intérieur, du milieu extérieur, peut présenter différents degrés de perméabilité. Un des plus ingénieux parmi les investigateurs de cette Académie, Léon Fredericq, distingue trois cas à ce point de vue : *a*) perméabilité parfaite ; *b*) perméabilité à l'eau et aux gaz ; *c*) perméabilité aux gaz seulement (1). Dans les deux premiers cas, si les deux milieux diffèrent de densité (c'est-à-dire, pour la circonstance présente, de salinité), il en résulte des phénomènes d'osmose. Aussi est-il fort probable que les organismes sont d'autant plus euryhalins que leurs membranes respiratoires sont moins perméables.

Car, lorsque ces dernières sont perméables *à l'eau douce* où l'on introduit des animaux marins, celle-ci pénètre, par endosmose, dans leur sang et les gonfle en les tuant ainsi assez vite ou en les incommodant du moins dans une mesure considérable, ce qui se reconnaît, notamment, au ralentissement des battements du cœur (2).

Et si, chez les Holothuries par exemple, on a constaté expérimentalement que la perméabilité existe pour l'eau et pour les gaz (3), on connaissait bien, d'autre part,

---

(1) FREDERICQ, *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique,* 1901, p. 69.

(2) Exemple, chez de jeunes *Littorina rudis,* nouvellement écloses, dont la coquille est encore transparente. Peut-être y a-t-il, pour les formes sténohalines, un optimum de densité ou de salinité pour assurer la fluidité de leurs albuminoïdes protoplasmiques, optimum étroit, en dehors duquel commencerait à se produire la coagulation. (CLAUTRIAU, *Optimum de salinité pour coaguler et fluider les albuminoïdes.* BULL. SOC. BELGE DE MICROSCOP., XVIII, 1892, p. 157.)

(3) HENRY et LELOIR, *Comptes rendus de la Soc. biol. Paris,* 1903, p. 1243.

antérieurement, la sténohalinité caractéristique du groupe des Échinodermes auquel elles appartiennent, et l'impossibilité de les adapter à la vie dans les cours d'eau.

Au contraire, il ne peut se produire ni pénétration d'eau douce ni gonflement consécutif, si la membrane est imperméable aux sels dissous et à l'eau, mais seulement perméable aux gaz. Et c'est cette imperméabilité de la membrane branchiale qui permet alors l'existence de différences de densité et de pression osmotique entre les deux milieux extérieur et intérieur.

Ainsi, on trouve, chez la généralité des animaux d'eau douce (d'origine marine conséquemment), un sang plus dense que cette eau douce (1), ayant gardé des sels du milieu extérieur primitif de leurs ancêtres (2). Tandis que le sang des Invertébrés marins sténohalins montre régulièrement une salinité égale à celle du fluide extérieur et un équilibre osmotique des deux liquides (3).

C'est ainsi encore que les Poissons osseux ont le sang moins salé que le milieu marin, dont la pression osmo-

---

(1) Écrevisse et Poissons (FREDERICQ, *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique,* 1901, p. 444). — Anodonte (VOIT, *fide* KEFERSTEIN [*Bronn's Thierreich,* III, p. 412] : 0.0019 de substances inorganiques dans le sang, contre un milieu extérieur dix fois moins riche : 0.00018. — Confirmé par GRIESBACH [*Arch. f. Mikr. Anat.,* XXXVII : 0.001 de substances inorganiques]).

(2) BUNGE (1887).

(3) Chez *Doris tuberculata* de la Manche, j'ai trouvé, dans plusieurs exemplaires de grande taille, que le sang renferme 17.6 ‰ de chlore, ce qui correspond à une salinité de 3.2 %, extrêmement voisine de celle des eaux littorales de la Manche.

tique peut être trois fois plus forte (1). Et l'on connaît la facilité avec laquelle certains d'entre eux — l'Épinoche, par exemple (2) — passent indifféremment de l'eau de la mer dans celle des fleuves et inversement.

*D.* — Une dernière remarque à faire en cet endroit, c'est que les formes à respiration très active (3) ne sont généralement pas euryhalines. On sait d'ailleurs que le coefficient respiratoire des animaux vivant dans l'eau des rivières et des lacs est moindre que celui de la plupart des animaux marins (4).

Aussi, les larves chez lesquelles les échanges gazeux sont le moins rapides sont-elles presque seules aptes à bien supporter l'affaiblissement de la salinité et à s'adapter dans les eaux intérieures des continents.

*
* *

De sorte que, pour résumer à ce premier point de vue,

---

(1) Deckhuysen, *Arch. néerl. sciences exactes et natur.* (2), X, 1905, p. 121.

(2) Giard, *Sur l'adaptation brusque de l'Épinoche aux eaux alternativement douces et salées* (Comptes rendus de la Soc. biol. de Paris, LII, pp. 44 à 46). — Voir encore, à ce sujet, Siedlecki, *Sur la résistance des Épinoches aux changements de pression osmotique du milieu ambiant* (Comptes rendus de l'Acad. de Paris, CXXXVII, p. 469, 1903), qui attribue au mucus branchial une influence imperméabilisante.

(3) Mollusques céphalopodes, Crustacés décapodes, Annélides polychètes.

(4) Bounhiol, *Respiration des Polychètes.* (Ann. des sc. nat. zool., 1903, p. 116.)

on peut dire que, en général, les formes larvaires tolérant le mieux la diminution de salure, sont :

*a*) celles des organismes vivant entre les limites du balancement des marées;

*b*) parmi elles, celles dont les membranes respiratoires sont le moins perméables;

*c*) parmi ces dernières, celles à respiration peu active.

*
* *

2° Une deuxième conclusion ressort de l'observation des embryons marins élevés dans l'eau dessalée : c'est que leur éclosion est retardée et qu'il y a un ralentissement de l'ontogénie, proportionnel à l'abaissement de la salinité ; c'est là un fait constant.

Mais mes observations ont porté plus spécialement sur des Mollusques, notamment : *Lacuna*, *Eolis, Hermaea, Nassa,* etc., où j'ai remarqué que les pontes placées dans l'eau de mer pure éclosent toujours plus tôt que dans l'eau de mer mélangée d'eau douce; — chez les deux derniers, j'ai fait la constatation d'une façon un peu plus précise :

*a*) *Nassa reticulata;* la durée du développement (entre le dépôt de la ponte et l'éclosion) est d'environ quatre semaines; les pontes placées quelques jours avant l'éclosion dans le mélange $^1/_3$ éclosent trois jours plus tard; — dans le mélange $^3/_5$, cinq jours plus tard.

*b*) *Hermaea bifida;* la durée du développement est une dizaine de jours; les pontes dans lesquelles les embryons sont déjà bien en rotation, placées dans le mélange $^1/_3$, éclosent deux jours plus tard; dans le mélange $^1/_2$, trois jours plus tard.

Pour l'un et l'autre, le retard serait naturellement encore plus fort, si une plus grande partie du développement s'effectuait dans l'eau dessalée.

*
* *

Or, on connaît la fréquente suppression de stades larvaires, produisant l'abréviation générale de la vie « embryonnaire » dans les formes d'eau douce plus ou moins anciennement introduites de la mer (Écrevisse, Paludine, etc.).

La cause de ce raccourcissement de l'évolution ontogénique, chez ces animaux, peut donc se trouver, non pas dans une concurrence vitale moins active (comme on l'a plusieurs fois supposé), mais dans la nécessité de faire atteindre plus rapidement leur forme définitive par ces embryons, dont l'eau non salée ralentit ainsi le développement. De cette manière seulement, ils peuvent, en effet, éviter les dangers auxquels les exposerait une évolution plus prolongée encore que dans l'eau de mer (1).

(1) On peut ajouter ici la constatation que, parmi les formes marines qui résistent le mieux au développement dans l'eau dessalée, il s'en trouve assez bien qui sortent déjà de l'œuf avec la forme de l'adulte; exemples : *Palaemonetes, Purpura, Cenia,* etc. ; tandis que celles qui ne peuvent poursuivre leur évolution, même dans l'eau faiblement dessalée, sont parmi les espèces qui sortent de l'œuf sous forme de larve nageuse (*Lamellaria, Philine,* etc.).

## II.

### 1° RÉGIONS DE PÉNÉTRATION MAXIMUM.

Pour ce qui concerne la seconde question, il s'agit de reconnaître d'abord la partie de la Terre où l'on observe actuellement le plus grand nombre d'organismes d'eau douce très peu différents de formes océaniques.

En 1857, Ed. von Martens énonça à ce sujet le principe que « la ressemblance avec la faune marine aug- » mente des Pôles vers l'Équateur (1) »; et il concluait que les animaux fluvio-lacustres seraient nés principalement dans les contrées équatoriales proprement dites. Mais cette opinion n'est pas unanimement partagée, et Pfeffer, par exemple, à propos des Mollusques (2), est même d'avis que les formes d'eau douce « ressemblent plus aux » types marins des régions froides qu'à ceux des Tro- » piques (3) ».

Au reste, beaucoup de genres fluviatiles se sont constitués avant la disparition complète de la faune marine universelle et la différenciation, au sein des Océans, de

---

(1) VON MARTENS, *Ueber einige Fische und Crustaceen der süssen Gewässer Italiens*. (ARCH. F. NATURGESCH., XXIII, 1857, p. 199.)

(2) PFEFFER, *Versuch über die erdgeschichtliche Entwickelung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Tierwelt*, 1891, p. 53.

(3) Pour ce qui concerne les formes « d'eau douce », il y a naturellement à distinguer les espèces à respiration aquatique et celles à respiration pulmonaire (ces dernières étant, en fait, des animaux terrestres, il n'y a à tenir compte que des premières); relativement aux Mollusques gastropodes, cette distinction a déjà été signalée par ED. FORBES (*Zoogeological considerations on freshwater Molluscs* [ANN. MAG. NAT. HIST., VI, 1841]).

faunes tropicale et polaires distinctes : la paléontologie le prouve. Et l'uniformité relative des animaux fluviaux, au travers des différentes provinces zoologiques, confirme à la fois, et l'ancienneté de certains de leurs types, et l'opinion que les mêmes groupes sont euryhalins sur toute la surface de la Terre.

D'ailleurs, depuis que von Martens a exposé sa théorie de l' « origine tropicale », la connaissance des populations animales des eaux douces a grandement progressé. Et il est possible aujourd'hui de déterminer les lieux d'élection où se trouvent rassemblées le plus grand nombre de formes à aspect marin, paraissant d'introduction récente.

Parmi les mieux marqués, sont les deux suivants :

*A*. — Le pourtour de la mer Noire, avec les *Litho glyphus* du Danube, les *Dreissensia*, entrés dans tout le système européen par ce fleuve, le *Membranipora Lacroixi*, de son delta, les *Monodacna* et *Adacna* des lagunes d'eau douce et du cours inférieur de divers fleuves (jusqu'à 50 kilomètres dans le Dniéper) (1); les *Nereis* et *Némertien* du lac Paléostom près de Poti, en Mingrélie (2), les *Balanus* de ce même lac, du Dniester (3) et des lagunes du Delta du Danube (4).

---

(1) Beaucoup d'éléments de cette faune de pénétration de la mer Noire présentent d'étroites affinités pour des organismes de la Caspienne et proviennent sans aucun doute des mêmes ancêtres communs.

(2) Tscherniawsky (*fide* Leuckart. *Bericht für 1868-1869*. [Arch. f. Naturgesch., 1871]).

(3) Schmarda, *Geographische Verbreitung der Tiere*, I, 1, p. 59.

(4) Peters, *Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien*, XXVII.

*B.* — Il y a un autre district de la Terre qui est encore plus particulièrement caractérisé à ce point de vue : c'est l'Indo-Chine et les pays avoisinants, archipel indo-malais, Birmanie, Bengale et Sud-Est de la Chine, c'est-à-dire l'ensemble du Sud-Est de l'Asie (1).

Et sans entrer dans des détails spéciaux au sujet de tous les groupes zoologiques, on pourra constater que c'est la seule région du monde qui possède, réunis dans divers de ses cours d'eau, une Actinie fluviale, un Turbellarié Polyclade d'eau douce, avec trois Bryozoaires Chilostomes, une Annélide Polychète, deux Raies, etc.(2).

---

(1) On a déjà remarqué, précédemment, le nombre inusité de types marinoïdes dans les eaux douces de ces parages (PELSENEER, *Bull. du Mus. d'hist. nat. de Belgique*, IV, 1886, pp. 112-115). — COOKE, SHIPLEY and REED, *Molluscs and Brachiopods*, 1895, p. 305. — WEBER, *Die Süsswasser-Crustaceen des Indischen Archipels, nebst Bemerkungen über die Süsswasser-Fauna im Allgemeinen* (ZOOL. ERGEBNISSE EINER REISE IN NIEDERLANDISCHE OST-INDIEN, II, pp. 540, 541, 543).

(2) *Sagartia Schilleriana*, Stoliczka, à Port Canning, dans le Gange (*Journ. Bengale Asiat. Soc.*, XXXVIII, p. 53, 1869). — *Shelfordia*, von Stummel (*Ein Süsswasser Polyclade aus Borneo* [ZOOL. ANZEIGER, XXVI, p. 159, 1902]). — *Membranipora bengalensis*, Stoliczka, à Port Canning (*loc. cit.*). — *Flustra*, à Nagpur, sur un affluent du Godaveri (*Ann. Mag. nat. Hist.* (3), I, p. 168). — *Hinslopia*, eaux douces de l'Inde (SCHMARDA, *Zoologie*, II, p. 213). — *Caobangia Billeti*, Giard, rivières du Haut-Tonkin (*Sur un type nouveau et aberrant de la famille des Sabellides* [COMPTES RENDUS DE LA SOC. BIOL. DE PARIS, XLV, 1893]. — Pour ce qui concerne les Crustacés, on connaît des *Penaeus*, dans le Gange, et de nombreux Isopodes (mêmes parasites), Amphipodes, Décapodes de genres marins, dans les eaux douces de l'archipel indo-malais (WEBER, *Die Süsswasser-Crustaceen des Indischen Archipels, nebst Bemer-*

En me bornant d'ailleurs à la subdivision qui m'est le plus familière, je ferai observer que, pour les Mollusques, cette partie de notre Globe est spécialement riche en formes fluviatiles de type marin, et que c'est là que bien des familles et même des ordres entiers, exclusivement océaniques ailleurs, ont leurs *seuls* représentants dans l'eau des fleuves (1).

---

*kungen über die Süsswasser-Fauna im Allgemeinen* [ZOOL. ERGEBNISSE EINER REISE IN NIEDERLANDISCHE OST-INDIEN, II, pp. 540, 541, 543]). — Quant aux Poissons, outre les deux Raies (*Raja fluviatilis,* dans le Gange, jusqu'à Cawnpur, à près de 1,800 kilomètres de l'embouchure; *Raja,* dans le cours supérieur du fleuve Capoeas [Bornéo]; HUNNIUS, *Arch. f. Naturgesch.,* XXXIV, p. 10), on notera encore, comme autres formes de genres marins : *Carcharias gangeticus*, à 60 heures de l'embouchure du Gange, et dans d'autres grands fleuves de l'Inde (*Geogr. Jahrb.,* 1876, pp. 161 et 183); divers *Syngnathus*, dans le Nord du Bengale, fleuve Kawarlayi (VON MARTENS, *Arch. f. Naturgesch.,* XXIII, p. 193) et autres fleuves indiens (DAY), eaux douces de Bornéo (WEBER, *Die Süsswater-Fische des Indischen Archipels, nebst Bemerkungen über der Ursprung der Fauna von Celebes* [ZOOLOG. ERGEBN., III, p. 458]); *Cynoglossus,* Bornéo (WEBER, *Ibid.,* p. 452); *Belone, Engraulis* et *Clupea, Tetrodon, Pristis* et *Trigon* (*Ibid.,* pp. 456, 457, 458), et, en général, d'après WEBER (*Ibid.*, pp. 404, 468), la pénétration de nombreuses formes marines dans les eaux douces de diverses îles de l'archipel indien.

(1) Le seul Docoglosse de rivière (*Acmaea fluviatilis,* Blanford, dans le delta de l'Irawadi); le seul Rhipidoglosse diotocarde (*Phaneta Everetti,* Adams, dans la rivière Siniwan, Bornéo); le seul *Nerita* d'eau douce (*N. lineata,* Chemnitz, dans la rivière de Saïgon, jusqu'à 46 kilomètres de l'embouchure); le seul genre de Rachiglosse d'eau douce : *Canidia* (avec le sous-genre *Clea*), tout à fait spécial à la région, où il est représenté par au moins une quinzaine d'espèces, dans les rivières et lacs : Inde, Birmanie, Sumatra, Java, Bornéo, Malacca, Siam, Cambodge, Annam; parmi les Ténioglosses, les seuls

### 2° FACTEUR FAVORISANT LA PÉNÉTRATION.

Relativement à cette seconde question, il nous faut rechercher ensuite quelle est, parmi les particularités spéciales aux districts susmentionnés, celle qui facilite

---

Cérithiides : *Cerithidea,* dans les eaux intérieures de Sumatra, Bornéo, Siam, Cochinchine et Tonkin, et *Brotia,* dans un affluent du Salouen (Birmanie); puis de nombreux genres de Hydrobiidae, voisins de *Lithoglyphus : Lacunopsis* (Birmanie et Cambodge); *Jullienia* (Cambodge); *Pachydrobia* (fleuves d'Indo-Chine [Siam, Cambodge] et Sud de la Chine, Sumatra, Bornéo), *Stenothyra* (tout le Sud-Est de l'Asie : Inde, Birmanie, Siam, Cambodge, Java, Bornéo); *Iravadia* (de Ceylan à Hong-Kong). — Parmi les Lamellibranches : le seul genre fluviatile de Arcidae : *Scaphula,* représenté par au moins quatre espèces dans l'Inde (tout le bassin du Gange, jusqu'à 1,600 kilomètres de la mer), la Birmanie et le Siam; le seul genre fluviatile de Pholadidae : *Martesia,* représenté par plusieurs espèces dans l'Inde, la Birmanie, le Siam et Bornéo (dans la rivière de Pantai, jusqu'à 19 kilomètres de l'embouchure); le seul genre fluviatile de Teredinidae : *Nausitora* (dans un bras du Gange, à 112 kilomètres de la mer); de nombreuses espèces de *Modiola,* depuis l'Inde jusqu'en Chine, dans les fleuves et les lacs du Siam, du Cambodge (à plus de 550 kilomètres de la mer : lac Tonlé-Sap), Tonkin, Sumatra, Célèbes, Philippines, Amboine, etc.; un *Novaculina* (Siam); un *Psammotellina* (à Java); le genre *Caecella* (aux Philippines); les seuls *Donax* fluviatiles (*D. faba*, fleuve Rouge, Tonkin; *D. saigonensis,* rivière de Saïgon); un *Lyonsia* fluviatile (Inde, *fide* DALL). — Enfin, ce qui est non moins caractéristique, une variété de formes saumâtres, parmi lesquelles un grand nombre sont spéciales à la région ou appartiennent à des familles ou genres exclusivement marins ailleurs : des *Potamides* (Cerithiidae), *Assiminea, Engina* (Columbellidae), *Littorina, Hedyle, Arca, Novaculina, Soletellina, Teredo,* etc.

l'immigration des organismes marins dans les eaux fluvio-lacustres.

*A*. — von Martens, en exprimant autrefois l'opinion que la ressemblance de la population fluviale avec celle de la mer est plus grande sous les Tropiques que dans les zones froides, expliquait cette « ressemblance » en disant que les fleuves et rivières offrent, dans les contrées tropicales plus que dans les pays froids, des conditions de chaleur (c'est-à-dire une constance de température) semblables à celles de la mer.

Rütimeyer lui a déjà reproché (1) de n'avoir examiné qu'une seule face de la question, en ne considérant que le facteur calorifique seulement; et ce n'est pas de ce côté, en effet, qu'apparaît la solution. Car on sait, aujourd'hui, que les mers froides possèdent une constance de température au moins aussi grande que celles des Tropiques, et que les mers tempérées, seules, présentent une grande amplitude de variations thermiques (2). Mais on sait également que dans ces régions tempérées, les formes marines et leurs larves sont relativement très eurythermes, beaucoup plus, en tous cas, que celles des mers chaudes ou froides : c'est-à-dire qu'*à ce point de vue*, les habitants des diverses provinces zoologiques sont sensiblement placés dans des conditions équivalentes.

*B*. — D'autre part, Issel a défendu l'opinion que les

---

(1) Rütimeyer, *Ueber die Herkunft unserer Thierwelt*, 1867, p. 22.

(2) Murray, *On the annual Range of Temperature in the surface waters of the Oceans, and its Relation to other oceanographical Phenomena*, p. 11. (Geogr. Journ., 1898.)

organismes marins s'adaptent d'autant mieux à l'eau douce que celle-ci est plus chaude (1), ce qui, au fond, est assez en concordance avec les vues de von Martens.

Mais l'idée d'Issel, pour ce qui concerne les *adultes*, est manifestement controuvée par les expériences de Paul Bert (2) (confirmées par Gogorza [3]); car celles-ci ont démontré que la résistance des espèces océaniques à une égale diminution de salinité est d'autant plus grande que l'eau est *moins chaude*. Et il m'a été facile de vérifier qu'il en est absolument de même pour les larves et les embryons (4).

Si donc l'état thermique avait une action prédominante, ce seraient les pays les plus froids qui devraient offrir le maximum d'entrée d'animaux marins dans les eaux des fleuves et des lacs — ce qui est justement le contraire de ce que von Martens a cru établir, et ce qui est d'ailleurs

---

(1) ISSEL, *Saggio sulla fauna termale italiana*. (ATTI ACCAD. TORINO, XXXVI, pp. 53 et 265.)

(2) PAUL BERT, *Ann. des sciences nat. zool.* (5), VII, 1867.

(3) GOGORZA, *loc. cit.*, p. 242.

(4) Ce qu'on peut exprimer plus exactement en disant que la résistance est d'autant plus grande que la température est moins élevée au-dessus de l'optimum. — Ceci s'explique, au moins partiellement, par l'augmentation de perméabilité des tissus vivants pour l'eau et les substances dissoutes (VAN RYSSELBERGHE, *Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes* [BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE, 1901, pp. 217, 218]) et par le fait bien connu que le pouvoir osmotique croît avec la température absolue (proportionnellement au binôme de dilatation).

en désaccord avec les constatations qui viennent d'être faites (1).

*C.* — Puisque ce n'est pas le facteur température qui est prépondérant dans ces phénomènes de pénétration ou de non-pénétration, — c'est le facteur salinité (et la densité résultante) qui est essentiellement actif dans cette circonstance, par suite de son action différente sur les diverses sortes d'organismes d'une même mer (2).

---

(1) Au surplus, dans les estuaires des régions tempérées, l'eau est, en toute saison et à toute heure, plus chaude de 1 à 2° C. que l'eau de la mer (observations faites pendant plusieurs années sur le Wimereux, entre mars et mai et entre juillet et octobre), ce qui alors, dans l'hypothèse d'Issel, devrait y faciliter — aussi bien que dans les régions chaudes — l'introduction d'organismes marins. Mais le principal résultat de ce fait est simplement que, malgré un brassage suffisant au moment de la marée haute, il existe dans les estuaires un peu profonds une double cause d'ascension de l'eau douce vers la surface : 1° la moindre densité par absence de salure; 2° la moindre densité par température plus élevée. Et ainsi, la pénétration d'eau de mer vers le fond de ces estuaires y favorise l'entrée d'organismes du benthos marin, ce qui est confirmé, notamment, pour les régions polaires (à l'embouchure de la Petschora; Expédition du « Willem Barents »).

(2) On aurait tort de supposer que les cours d'eau tropicaux, en vertu de leur température plus élevée, dissolvent plus de sels marins par leur embouchure et montrent ainsi moins de différence de salure et de densité avec la mer; car les eaux de mer les plus chaudes ne sont pas les plus salées et les plus denses, malgré l'évaporation intense qui s'y produit. Et, en outre, les observations faites sur les estuaires tempérés, en différentes saisons de température variée, ne confirment pas que le facteur thermique soit le principal agent de

On peut, par conséquent, prévoir que l'acclimatation fluviale des êtres océaniques sera facilitée dans les régions où la différence de salure est moindre qu'ailleurs, *si peu que ce soit*, entre la mer et les cours d'eau qui y débouchent, et où, en même temps, la population animale marine est riche en nombreux éléments constituants (1). Ce serait ainsi surtout hors des océans et des mers le moins salés que la migration peut se produire.

Voyons, pour finir, si l'observation des faits est d'accord avec ces déductions théoriques.

*
* *

Nous avons reconnu plus haut, comme contrées carac-

---

l'augmentation de salure des eaux d'estuaire (MILL, *The Clyde sea area* [TRANS. ROY. SOC. EDINBURGH, XXXVI, p. 717]. — Pareillement, dans le Wimereux (Manche), au même endroit (700 mètres environ en amont des hautes mers), à des jours de même amplitude de marée, et au même moment de la marée, il n'a pas été observé de salure plus grande par une température plus élevée (soit dans la même saison, à des heures différentes : 7 heures du matin et 3 heures de l'après-midi; soit à la même heure, en des saisons différentes : mars-avril d'une part, août-septembre d'autre part). Parfois il a même été constaté l'inverse; le facteur principal des variations de salure étant, outre les pluies, l'action de la marée, c'est-à-dire le voisinage des pleines et des nouvelles lunes ou des quartiers. Et, dans le premier cas, pour un même point, une même amplitude et un même moment de marée, l'eau fluviale est plus salée que dans le second, quelle que soit la température de l'eau).

(1) C'est-à-dire une mer qui soit assez étendue pour qu'un afflux d'eau douce n'y appauvrisse pas la faune marine (comme dans la Baltique).

térisées par un maximum d'introduction de formes marines :

*a*) Dans la zone tempérée, le pourtour de la mer Noire;

*b*) Pour la zone tropicale, l'Indo-Chine, avec les côtes, voisines, du golfe du Bengale, de la mer de Chine et des îles indo-malaises.

Or :

*a*) On connaît la faible salure de la mer Noire : en moyenne 1.83 % à la surface (densité : 1.014), et moins encore près des côtes.

Cette mer, reste occidental de la dépression aralo-caspienne, avait cessé, à partir du Sarmatique (Miocène supérieur), d'être en communication avec la Méditerranée, en constituant le bassin ponto-aralo-caspien du commencement du Pliocène.

La salure y baissa beaucoup (notamment dans la partie Caspienne, devenue un lac saumâtre, avec *Dreissensia*); et lorsque, aux temps pleistocènes, la mer Noire fut remise en communication avec la mer Égée, ses espèces sarmatiennes et pontiennes n'ont pu s'adapter à la salure actuelle (1); et une partie d'entre elles envahirent alors les fleuves tributaires, tandis que la mer Noire se peupla de formes méditerranéennes.

*b*) Si, d'une façon générale, il y a une faible teneur en sels au large de divers estuaires tropicaux, c'est, parmi toutes les régions tropicales, précisément la péninsule indo-chinoise qui est entourée par les eaux les

(1) On attribue à leur mort le gaz hydrogène sulfuré des couches profondes de cette mer, rendues ainsi azoïques.

moins salées et les moins denses du monde; car elles présentent un grand *cinquième d'eau douce de plus* que les Océans les plus salés.

La densité *moyenne* de l'eau de mer (à + 17°5 C.) est, en effet, supérieure de 252 dix-millièmes à celle de l'eau distillée et correspond à un peu plus de 3.28 de sels dissous pour cent; et sa densité maximum lui est supérieure de 310 dix-millièmes, avec 4.30 de sels pour cent. Mais la carte dressée par Buchan (1) (voir la planche ci-jointe) montre qu'il n'y a qu'*une seule partie* de la Terre où la densité superficielle de cette eau soit inférieure de 30 dix-millièmes à la moyenne générale et de 78 dix-millièmes au maximum : c'est le golfe du Bengale et le Sud de la mer de Chine (2), — soit le pourtour de la presqu'île indo-chinoise, — et une seule où elle lui soit inférieure de 25 dix-millièmes : c'est la mer entre le Nord de Bornéo et les Philippines (3).

---

(1) BUCHAN, *Specific gravities and oceanic circulation.* (TRANS. ROY. SOC. EDINBURGH, XXXVIII, Map 1.)

(2) ID., *Ibid.*, pp. 325, 326 : « The absolutely lowest specific gravity, 1.0222 or 0.0030 under the general mean of the Oceans, is found in the Bay of Bengal and the western part of the China Sea. Nowhere in the inter-tropical regions does the salinity of the Ocean fall to so low a point as it does over this extensive region. »

(3) La carte de Buchan indique les densités calculées à la température *in situ,* et il est naturel de la choisir plutôt qu'une carte de densité pour une température uniforme, ce qui serait alors une carte de salinité proprement dite. D'ailleurs, sur une carte de salinité proprement dite (ou de densité calculée pour une température uniforme), la « densité » est alors de 15 dix-millièmes inférieure à la moyenne, c'est-à-dire moindre aussi que partout ailleurs, sauf dans la région des

C'est donc là que l'eau de mer offre, à ce point de vue, le moins de différence avec l'eau des fleuves (1) — qui n'est pas d'ailleurs, comme on sait, de l'eau pure, distillée, mais qui possède toujours un poids spécifique un peu supérieur à l'unité.

*
* . *

Et si les eaux marines de cette contrée sont moins denses que partout ailleurs, — si, d'autre part, ce même territoire offre, plus qu'aucun autre, un grand nombre de formes d'origine marine, récemment immigrées dans ses eaux intérieures, — il est clair qu'il y a, dans cette simultanéité, autre chose qu'une simple coïncidence : l'observation et l'expérience montrent, toutes deux également, que le second fait est bien la conséquence du premier.

*D.* — Quant à l'origine de cette faible salure, elle se

---

glaces flottantes, où la fusion de la glace (sans sels, comme on sait) abaisse la salinité superficielle (voir : Challenger Expedition, *Summary of the Results, Oceanic Circulation*, by BUCHAN, pl. I. Cette distribution de la salinité superficielle est confirmée par la carte plus récente de SCHOTT [Deutsche Tiefsee Expedition, 1898-1899, Bd I, pl. XXXIII, montrant une salinité particulièrement basse, au-dessous de 32 °/₀₀, à l'Ouest de la presqu'île de Malacca, au Sud-Est de Malacca et au Sud de Bornéo. Cette carte se trouve aussi dans *Petermann's Mitteilungen*, 1902, pl. IX]).

(1) Cette densité, étant une moyenne *annuelle*, est plus faible naturellement dans la saison des grandes pluies, c'est-à-dire en été, pendant les temps calmes de cette région d'alizés; et elle est — comme partout — moindre encore à la côte qu'au large.

trouve elle-même dans le régime des pluies des pays dont il s'agit (1).

En effet :

*a*) Sur l'Est de la mer Noire, il tombe annuellement plus de 2 mètres d'eau de pluie (2), et d'autre part;

*b*) Le Sud-Est de l'Asie est caractérisé par le nombre et l'importance de ses précipitations atmosphériques; car c'est, de la Terre entière, la province naturelle *le plus arrosée de pluies* (3) : le maximum est à l'Est et à l'Ouest de l'Indo-Chine et sur les îles indo-malaises. Chaque année, la mer de Chine reçoit 2m85 de pluie (4), le littoral Nord-Ouest de la presqu'île indo-chinoise, de 2 à 5 mètres (à Cherapunji — au Nord-Est de l'Inde — 11m789 : moyenne annuelle de trente-trois ans, avec un maximum de près de 20 mètres à certaines années).

***

Malgré l'évaporation due à une chaleur élevée (5), on s'explique ainsi que la densité de l'eau de mer y soit

---

(1) BUCHAN, *Oceanic Circulation*, p. 13 (Challenger Expedition : *Summary of the Results*).

(2) BARTHOLOMEW, *Physical Atlas*, Meteorology, pl. XXI.

(3) C'est ce que montrent : l'ancienne carte de LOOMIS (BERGHAUS, *Physikalischer Atlas*, 3e édit., 1892, pl. XXXVII), celles, plus récentes, de HERBERTSON (BARTHOLOMEW, *Physical Atlas*, Meteorology, 1899, pl. XVIII), ainsi que la carte des pluies sur les mers (SUPAN, *Die jährliche Niederschlägsmengen auf den Meeren* [PETERMANN'S MITTEILUNGEN, 1896, p. 178, pl. XIII]).

(4) Hauteur d'eau qui couvrirait le sol s'il n'y avait ni absorption par celui-ci, ni écoulement, ni évaporation.

(5) Car la température n'y est *jamais inférieure à + 21° C.*, et autour de Bornéo, elle est même toujours supérieure à + 26°.

moindre qu'aux pôles et que, de toute la surface des Océans, ce soit, de beaucoup, la partie *le moins salée*.

Dès lors, il n'est pas étonnant que là, plus facilement et en plus grand nombre que partout ailleurs, des animaux marins aient pu pénétrer dans les estuaires et, de là, dans les eaux fluvio-lacustres, et s'habituer à y vivre.

On arrive donc à cette règle, qui semble paradoxale à première vue — ou du moins dans laquelle il n'y a pas de relation immédiatement sensible entre les deux termes qui y figurent : — c'est que les districts d'immigration maximum sont *ceux où il pleut le plus*.

Cette relation, en apparence peu importante, du régime des pluies avec l'acclimatation fluviale des animaux marins, est cependant toute naturelle, puisque c'est dans les régions des grandes pluies, non seulement que la salinité des mers est le plus affaiblie, mais encore que prennent naissance les plus larges cours d'eau, c'est-à-dire les meilleures voies de pénétration.

Mais la distribution des pluies, ainsi que celle des mers voisines des Terres et celle des portions de continents proches des Océans, n'ont pas été toujours ce qu'elles sont aujourd'hui (1). Et à des époques précédentes, d'autres contrées que l'Indo-Chine ont pu être le centre d'introduction dans l'eau douce, d'organismes marins, que de longs fleuves ont fait rayonner alors dans toute l'étendue des Terres continentales.

---

(1) En outre, — on est généralement d'accord sur ce point, — les Océans ont été jadis moins salés qu'aujourd'hui, les sels qui s'y trouvent dissous n'ayant été que progressivement enlevés aux continents.

### Conclusion.

En résumé, dans le phénomène naturel de la constitution des faunes fluviales, ce n'est pas le facteur température élevée (propre à toute la zone tropicale), mais le facteur faible salure et faible densité, aujourd'hui spécial notamment à la province indo-chinoise (1), qui est l'agent prédominant, permettant l'adaptation d'espèces océaniques dans les eaux douces.

Une fois de plus, il est donc prouvé que les particularités de la distribution des êtres vivants dans l'espace sont toujours explicables par l'examen de leurs conditions physiques d'existence.

* * *

Il fut un temps, qui n'est pas encore bien loin, où la géographie des organismes consistait en de simples relevés statistiques, en de sèches listes d'animaux et de plantes. Mais de cette biogéographie, les exigences actuelles de la biologie réclament davantage; car un catalogue faunique ou floral n'est pas suffisant pour constituer l'histoire naturelle d'un pays.

Pour que les études biogéographiques soient fructueuses, pour que leurs résultats puissent être comparables et susceptibles de généralisation et d'explication, il faut qu'elles soient guidées par la détermination des

---

(1) Et, dans la région tempérée, au pourtour de la mer Noire.

circonstances physiques générales : topographiques, hypsométriques, géologiques, climatologiques, etc., et, pour ce qui concerne les êtres aquatiques, par celle de la profondeur, composition, densité et mouvement des eaux, distribution de la température et de la lumière, en un mot, par la géographie physique, et, pour les organismes de la mer, par l'océanographie.

Car tout ce qui vit sur la Terre dépend des particularités géophysiques du milieu. Tous les phénomènes naturels ont une sorte d'enchaînement : chacun d'eux est la conséquence d'un autre et devient à son tour la cause d'un troisième. Et la fonction de la science est de rechercher les liens qui les unissent, c'est-à-dire de reconnaître leur déterminisme. Ainsi seulement on peut arriver à embrasser, dans toute sa splendeur, une vision à la fois simple et admirable de l'unité de la nature, suivant une marche dont la fatalité même fait la grandeur.

Voilà pourquoi aussi l'étude des êtres vivants est toujours inséparable de celle de la géographie physique des régions qu'ils habitent, et pourquoi bien des progrès, dans ce dernier domaine, sont dus à des biologistes.

La preuve s'en trouve dans la part prépondérante prise par les naturalistes à l'édification de cette science toute moderne de l'océanographie, vaste ensemble de connaissances, qui forme une branche si importante de la géographie physique.

Et sans vouloir, en aucune façon, diminuer le mérite des hydrographes proprement dits, il est permis de constater qu'ils ont essentiellement traité l'océanographie comme une « science appliquée » aux besoins pratiques

de la navigation. Tandis que, par l'influence des naturalistes, et par leur intervention ininterrompue, l'océanographie a été promue à la dignité de science pure. Et c'est seulement depuis les grandes explorations scientifiques maritimes (qui étaient principalement biologiques et à plusieurs desquelles un de nos membres les plus connus, feu le professeur A. Renard, fut si étroitement mêlé), c'est depuis une trentaine d'années, en effet, que cette science s'est constituée indépendamment et qu'elle a réalisé ses plus grands progrès.

J'ajouterai — et c'est par là que je termine — que s'il est un pays où l'étude de l'océanographie devrait être particulièrement en honneur, c'est celui d'Ortélius, de Mercator, de Simon Stévin et de Quetelet; d'Ortélius, qui publia, en 1574, le premier atlas géographique; de Mercator, qui inventa le système de projection universellement employé pour les cartes marines; de l'illustre Brugeois Simon Stévin, qui conçut le premier la théorie des marées et écrivit l'un des premiers traités didactiques de navigation; d'Adolphe Quetelet, une des gloires de cette Académie, sous la direction duquel s'est réunie, à Bruxelles (en 1853), la première conférence maritime internationale, qui introduisit une méthode uniforme dans les observations hydrographiques et météorologiques faites à la mer et rendit ainsi possibles les premiers progrès de la science océanographique.

## EXPLICATION DE LA CARTE.

Planisphère représentant en partie la densité de la surface des mers, d'après Buchan (1896).

La partie laissée en blanc présente une densité inférieure à 1.0222; le pointillé indique une densité inférieure à 1.0227; les hachures obliques, une densité inférieure à la moyenne 1.0252, et les hachures verticales, une densité supérieure à cette dernière moyenne.

Les points marqués sur les régions continentales indiquent les formes génériques de type marin, vivant dans l'eau douce (mer Noire et région indo-chinoise).






